

## 专论与综述

## Reviews

## 植物组成型防御对植食性昆虫的影响

谢辉<sup>1</sup>, 王燕<sup>1</sup>, 刘银泉<sup>2</sup>, 陈利萍<sup>1\*</sup>

(1. 浙江大学蔬菜研究所, 农业部园艺植物生长发育与生物技术重点开放实验室, 杭州 310058; 2. 浙江大学昆虫科学研究所, 杭州 310029)

**摘要** 植物在长期适应复杂生境的过程中,形成了多种自身固有的防御机制。对于植食性昆虫而言,植物固有的防御系统主要涉及植物的形态特性和次生代谢产物,其防御机制包括了组成防御机制和诱导防御机制。本文从植物的毛、蜡质、叶型、叶色等几个方面探讨了植物形态特性对昆虫的影响,以及挥发性次生代谢物和非挥发性次生代谢物对植食性昆虫的影响,阐释了植物组成型防御与植食性昆虫的关联性及其机理。最后,对植物组成型防御在生产上的应用前景进行了探讨。

**关键词** 植物形态特性;次生代谢;组成型防御;植食性昆虫

**中图分类号:** S 433.1 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3969/j.issn.0529-1542.2012.01.001

## The influence of plant constitutive defense system on phytophagous insects

Xie Hui<sup>1</sup>, Wang Yan<sup>1</sup>, Liu Yinquan<sup>2</sup>, Chen Liping<sup>1</sup>

(1. *Institute of Vegetable Science, Zhejiang University, Key Laboratory of Horticultural Plants Growth, Development and Biotechnology, Ministry of Agriculture, Hangzhou 310058, China;*  
2. *Institute of Insect Sciences, Zhejiang University, Hangzhou 310029, China*)

**Abstract** Plant has formed a variety of inherent defense mechanisms in its long-term adaptation process with the complex habitat. For phytophagous insects, the plants inherent defense system is mainly related to plant morphological characteristics and secondary metabolites, and its mechanisms can be classified into constitutive defense mechanism and induced defense mechanism. The effect of plant characteristics on insects was reviewed in this article, including the plant's hair, wax, leaf profile, and leaf color and so on. The effect of volatile or non-volatile secondary metabolites on phytophagous insects was also summarized. Finally, the perspective of practical application of constitutive defense system is proposed as well.

**Key words** plant morphological characteristics; secondary metabolite; plant constitutive defense; phytophagous insect

植物面对十分复杂的生物环境,包括昆虫和植食动物乃至人类的伤害、病原体的侵染、植物之间的相互竞争等等,形成了丰富多样、相互作用的防御机制。植物在与昆虫的长期相互作用中,形成了自身固有的防御系统,依据其抗性产生的机制,可分为组成抗性和诱导抗性,其中组成抗性是植物体内固有的,跟自身基因型有关,具有全株性,且贯穿植物一

生并始终起作用;诱导抗性是指遇到外界因子,如损伤、植食性昆虫的取食时才得以表现,具有开-关效应,是一种类似于免疫反应的抗性现象,分为局部和全株性分布<sup>[1-2]</sup>。组成抗性相对比较固定,而诱导抗性是一种应激反应,具有明显的时空效应<sup>[3]</sup>。诱导抗性和组成抗性都受到环境条件的影响,而且均与植物形态、营养质量、次生代谢物积累等密切相关<sup>[4]</sup>。

收稿日期: 2010-12-03 修订日期: 2011-01-27

基金项目: “十一五”国家科技支撑计划(2009BADB8B03-2)

致谢: 感谢驻马店植保所提供的试验田。

\* 通信作者 Tel:0571-88982006; E-mail:chenliping@zju.edu.cn

对于组成抗性而言,目前报道比较多的是植物自身的外部形态结构和内部组织结构以及部分代谢物质对植食性昆虫的影响<sup>[5-6]</sup>。诱导抗性主要集中在研究植物在受到昆虫侵害诱导所产生的一些代谢物质,这些物质对植食性昆虫及其天敌产生有害或有益的影响作用<sup>[7]</sup>。有关诱导抗性已有较多的综述<sup>[7-9]</sup>,本文将就植物的形态学特性和次生代谢物组分等组成性防御对植食性昆虫的影响方面的研究进展予以综述。

## 1 植物的形态特性与抗性的关联性

植物形态构造对昆虫防御作用,主要涉及影响寄主的选择、妨碍昆虫在植物表面的行动以及干扰或抑制取食、发育、产卵等方面。目前报道得比较多的且作用显著的主要有表面蜡质、毛、刺、腺体与某些组织的骨化或硅化程度等,常见的形态抗虫指标有表面蜡质的厚度、蜡质含量、茸毛的多少、叶片的形状及叶色等<sup>[10-11]</sup>。

### 1.1 表皮蜡质、叶色

表面蜡质是一层覆盖在植物表面的亲脂化合物<sup>[12]</sup>,除了具有一定的防止水分散失功能外,其分布部位的特殊性、内在化学成分和结构的复杂性赋予了其特殊的生态学作用,这其中就包括植物表面蜡质能够一定程度上抵抗昆虫的侵害。植物表面较厚的蜡质结构使叶片光滑,可降低植食性昆虫的附着能力,使得害虫落卵量和孵化率降低,从而减少害虫危害。Jules<sup>[13]</sup>用溶剂去除植物表面蜡质,结果发现可提高小菜蛾(*Plutella xylostella*)和甘蓝斑潜蝇(*Liriomyza*)在甘蓝叶上的产卵量,促进黄条跳甲和黄曲条跳甲对甘蓝和油菜的取食。有趣的是,表皮蜡质还可通过对天敌昆虫的影响间接有益于植食性昆虫<sup>[8]</sup>。当蜡质含量高的时候,可降低一些天敌昆虫的附着能力,如锚斑长足瓢虫、小花蝽等天敌昆虫随着蜡质含量的升高,附着能力逐步下降,进而影响它们对植食性昆虫的捕食<sup>[14]</sup>;当表面蜡质少时,呈现出相反的结果,如蜡质含量少的豌豆品种上瓢虫捕食效率要优于其他蜡质含量较高的品种<sup>[15-16]</sup>。这也说明,表面蜡质的有无和含量差异在这个三级营养(tritrophic)关系中有比较复杂的作用。

叶片颜色的差异对植食性昆虫的寄主选择等行为也有明显的影响。叶色主要是通过影响昆虫的视

觉信息,进而减少昆虫在植物上的取食和产卵。不同植食性昆虫对颜色的敏感性不同,同一昆虫对不同颜色的敏感性也不相同<sup>[17]</sup>。植食性昆虫偏好黄绿色光,即其光谱敏感范围为510~570 nm,而绿色植物一般反射黄绿色光,因此许多植食性昆虫偏好绿色植物<sup>[18-20]</sup>。在烟粉虱雌成虫对番茄、甘蓝、辣椒的叶片颜色的趋性反应试验中,烟粉虱对黄色和绿色具有显著趋性,而对红色无趋性<sup>[19]</sup>。

有研究报道叶片的表面蜡质也可通过对光线的反射在一定程度上调节叶片颜色。表面蜡质对叶片颜色的影响主要是借助光波的反射误导植食性昆虫。如甘蓝具有较厚的蜡质层,能增强其对光波的反射能力,使昆虫误认为叶片呈白色,从而减弱了对其的吸引力。桉树新叶表面的蜡质较厚使其呈现蓝绿色,老叶由于蜡质含量少而呈现黄绿色,从而引起新叶抗虫性优于老叶<sup>[12]</sup>。此外,不同发育时期的叶片蜡质组分含量存在差异,在抗虫上的表现也不同<sup>[21]</sup>。因此,植物表面蜡质本身以及结合叶色均能够在一定程度上影响植食性昆虫对寄主植物的选择以及昆虫自身的生长发育。

### 1.2 茸毛、叶型、角质层厚度

植物外部的特殊形状及内部的解剖结构与植物的抗虫性有着密切的关系,目前除了蜡质这一特殊物质外,植物表面的茸毛等毛状体、叶片的性状、蜜腺的有无以及角质层的厚度均有报道表明其与抗虫性之间的关联性<sup>[22]</sup>。茸毛等毛状体抗性指标主要有形态、大小、密度和着生状态等。茸毛通常影响昆虫对寄主的选择,对部分植食性昆虫而言,可以产生驱避作用,还可以影响植食性昆虫在植株上的生长发育<sup>[8]</sup>。如大豆叶片茸毛着生状态和叶柄茸毛着生状态与豆卷叶螟抗性等级间存在显著相关性,匍匐、半匍匐叶片茸毛和紧贴、倾斜叶柄茸毛是抗虫性状,而斜立叶片茸毛和直立叶柄茸毛是感虫性状。多茸毛番茄对蚜虫、棉花对棉蚜、烟粉虱和美洲斑潜蝇具有较好的驱避作用。

叶型跟植物抗性之间也存在一定的相关性,早在1982年,Dean在棉花上发现,鸡脚棉受棉红铃虫的危害较阔叶棉轻,无论单铃平均虫孔数还是有虫孔铃的百分率,均显著低于阔叶棉<sup>[10]</sup>。方昌远等证实了这一现象,并认为鸡脚叶影响了田间的小气候环境不利于棉铃虫、棉红铃虫、卷叶螟等的存活。戴小枫等<sup>[23]</sup>研究表明,棉花的窄卷包叶增加了天敌捕

食、风雨冲刷和药剂杀伤卵、虫的机会。

关于角质层厚度跟抗虫性之间的关联,目前主要集中在其厚度对植食性害虫的取食行为的阻碍作用以及自身行为的影响<sup>[24]</sup>。有研究者发现因棉花种质‘MW-372’的角质层细胞较厚,造成幼虫蛀食时间长而影响发育,进而引起死亡的现象;近年来关于蚜虫和烟粉虱的行为学研究报道中也发现了类似的现象<sup>[25-26]</sup>。

## 2 次生代谢物与抗性

植物以初生代谢产物为原料,在一系列酶的催化作用下,形成一些非自身发育所必需的化学物质,这些物质统称为次生代谢物。次生代谢物种类繁多,结构迥异。目前已报道的有芥子油苷、生物碱、黄酮类、木质素、酚类、萜类、甾类、香豆素、皂苷、有机酸等。依据结构,一般将其分为酚性化合物、萜类化合物、含氮有机物三大类。依据物质是否具有挥发性,可将其分为挥发性次生代谢物和非挥发性次生代谢物两类。次生代谢在植物的整个代谢活动中具有重要作用,大量的文献表明,次生代谢物多与植物的抗虫、抗病、抗逆相关,有的增强植物的抗虫性、抗病性,有的作为植物逆境传递信号等。

### 2.1 植物挥发性次生代谢物对植食性昆虫的影响

植物挥发性次生代谢物是一些短链碳氢化合物及其衍生物,组成复杂,一般分子量在 100~200 之间,主要包括烃类、醇类、醛类、酮类、酯类、萜烯类和芳香类化合物<sup>[27]</sup>,与昆虫有关的主要是酚类、萜类和生物碱,主要影响到昆虫的寄主植物选择、求偶、产卵和生长发育等。植物挥发性次生代谢物的组分和含量除了因植物种类和品系不同而不同外,还易受外界环境和自身发育状况所影响而发生变化。

在昆虫与植物的所有关系中,化学识别起到重要作用<sup>[5,28,30]</sup>。植物自身固有的挥发性次生代谢物通过昆虫嗅觉感受器来起作用,引诱昆虫到达植物或对植食性昆虫起驱避作用。这主要体现在植食性昆虫在选择寄主、求偶等连锁行为中。如植食性昆虫对寄主气味具有的趋向性;在缺乏寄主植物时,部分昆虫推迟交配的现象等。油菜中的 3 种挥发性化学成分的混合物对甘蓝菜蚜成虫有强烈的引诱作用<sup>[29]</sup>;钦俊德报道初羽化的烟青虫成虫对烟叶释放的气味有很强的趋性<sup>[30]</sup>;马铃薯甲虫对马铃薯叶片气味有定向选择行为等<sup>[31]</sup>;粉纹夜蛾、烟草甲虫、烟芽夜蛾等在选择寄主时也存在类似的现象<sup>[32-34]</sup>。天

蚕蛾科的雌蛾的求偶行为受红橡树叶中挥发性物质的刺激<sup>[35]</sup>;松墨天牛雌雄成虫依靠寄主植物的挥发性萜烯类化合物来交配<sup>[36]</sup>。这些例子都说明植食性昆虫在选择寄主植物和求偶交配时,易受到不同植物挥发性次生代谢物所组成的混合物气味的影响。

此外,植物的挥发性次生代谢物还有刺激植食性昆虫产卵和抑制发育的作用。很多昆虫利用寄主植物次生代谢物所释放的气味来选择产卵场所,确保后代发育。在不同植物、不同器官对棉铃虫引诱活性差异的研究中发现,胡萝卜花、芹菜花、洋葱花等的气味能够引诱雌成虫进行交配,而小麦叶、棉花叶蕾等则引诱棉铃虫雌成虫产卵<sup>[37]</sup>;已交配的美洲棉铃虫易受寄主植物棉花产生的气味刺激而提高产卵量<sup>[38]</sup>;双萜类物质对向日葵细卷蛾具有产卵刺激作用<sup>[39]</sup>;甘蓝叶表面的提取物能够刺激甘蓝地种蝇的产卵<sup>[40]</sup>;白栎等植物的叶片提取物对埃及伊蚊具有吸引作用<sup>[41]</sup>;番茄叶片提取物中的挥发物能够干扰马铃薯长管蚜的行为,使其死亡<sup>[42]</sup>。柑橘属植物释放的气味对达摩凤蝶、柑橘潜叶蛾的产卵存在阻碍的作用;钦俊德报道烟叶气味对已交配的雌蛾有明显的引诱力<sup>[40]</sup>。

植物的挥发性次生代谢物也可通过对天敌的作用而间接影响植食者。如绒茧蜂的行为受寄主植物和豆荚螟幼虫的挥发物影响<sup>[43]</sup>;蒙氏紫角蚜小蜂(*Eretmocerus mundus*)可利用植物气味区分两种木薯品种,从而偏好其中的更容易吸引该蜂寄主昆虫烟粉虱(*Bemisia tabaci*)的品种<sup>[44]</sup>

### 2.2 非挥发性次生代谢物质对植食性昆虫的影响

植物非挥发性次生代谢物大多是指一些长链的碳氢化合物及其衍生物,功能多样。植物非挥发性次生代谢物的组分和含量除了因植物种类和品系不同而不同外,还易受外界环境和自身发育状况所影响而发生变化。主要通过影响植食性昆虫生长调节而对昆虫的存活、取食以及生长发育产生影响。非挥发性次生代谢物也分为两类,对应组成抗性和诱导抗性。其中组成抗性涉及昆虫侵害行为的阻碍和发育延缓的作用;诱导抗性涉及生长发育的阻碍以及毒害作用。

在组成抗性上,如在叶片角质层富集的次生代谢物对昆虫的取食具有明显的影响,近年来,在昆虫行为学方面的研究表明,植物叶片表面富集的次生代谢物对昆虫的取食行为有明显的阻遏作用,但较

难区分挥发和非挥发次生代谢物起的作用,大多是两者协同作用。

许多研究表明通过对次生代谢物的基因调控,可以定向改变植物体内的次生代谢物的含量,从而调节植物对昆虫的抗性,例如可以通过对一些次生代谢途径限速酶或物质的相关基因的添加、剔除或诱导表达等手段来调控次生代谢物质的含量<sup>[46-47]</sup>。Yang 等报道了次生代谢途径中重要物质 NADPH 相关联的 GhCPR1 和 GhCPR2 两种 P450 还原酶基因在棉花上的分离和功能验证,并发现是 GhCPR2 跟抗性和次生代谢之间存在关联性<sup>[48]</sup>。ASP 家族在次生代谢过程中具有重要作用,主要涉及芳香族氨基酸的降解,是以色氨酸和赖氨酸为前体的次生代谢物的主要调控因素<sup>[49]</sup>。

### 3 结语

植物与昆虫的作用方式多样,两者的相互作用是双方协同进化的结果。植物的组成抗性影响着植食性昆虫寄主选择和生长发育的各个进程,植食性昆虫也对寄主进行选择而形成相对专一或相对较广的寄主谱,这也是对环境的一种适应性。植物在受到植食性昆虫为害后产生的诱导抗性使植物与昆虫的协同进化更为复杂多样。最近的研究表明,小菜蛾在取食栽培蔬菜大白菜和甘蓝时,组成抗性弱的大白菜经茉莉酸诱导后,其诱导抗性要强于组成抗性较强的甘蓝<sup>[50]</sup>,用 11 种野生的十字花科植物试验再次证明,植物的组成抗性和诱导抗性之间存在一种平衡调节机制<sup>[51]</sup>。这也表明,植物与植食性昆虫之间存在比较复杂的相互关系。使得植物与植食性昆虫之间关系复杂的另外一个原因是它们同处于复杂的食物网和生态系统的组成链条之中,植物除了对植食者起直接影响作用外,还可通过天敌对植食性昆虫起到正面或负面的间接作用。因此,在研究植物对昆虫的抗性作用及机理时,有必要把它们置于多营养级关系中进行考虑。

另外,对于农业生产来说,分析植物与昆虫的关系,一方面,可以利用生态调控机理更好地管理植食性害虫,防止其大暴发;另一方面,弄清植物防御害虫的机理,也有助于利用植物固有的次生代谢物有针对性开发植物源生物农药甚至于利用转基因技术调控植物体内次生代谢物的含量。通过定向选择改善植物结构或者次生代谢物含量来提高植物对植食性昆虫抗性渐渐成为农作物安全生产的新途径之一。

### 参考文献

- [1] Agrawal A A. Induced responses to herbivory and increased plant performance [J]. *Science*, 1998, 279 (5354): 1201 - 1202.
- [2] Baldwin I T. An ecologically motivated analysis of plant-herbivore interactions in native tobacco [J]. *Plant Physiology*, 2001, 127(4):1449 - 1458.
- [3] 朱麟,杨振德,赵博光,等. 植食性昆虫诱导的植物抗性最新研究进展[J]. *林业科学*, 2005, 41(1):165 - 173.
- [4] Strong D R, Lawton J H. 植物上的昆虫:群落格局和机制 [M]. 刘如友,等译. 杨凌:天则出版社, 1990:304.
- [5] 钦俊德. 昆虫与植物的关系—论昆虫与植物的相互关系及其演化[M]. 北京:科学出版社, 1987.
- [6] Schoohoven L M, Jerm Y T, Vanloon J A. *Insect plant biology*[M]. Cambridge:Cambridge University Press, 1988.
- [7] Hare J D. Ecological role of volatile produced by plants in response to damage by herbivorous insects[J]. *Annual Review of Entomology*, 2011, 56:161 - 180.
- [8] Pompon J, Quiring D, Giordaneng P, et al. Role of host-plant selection in resistance of wild *Solanum* species to *Macrosiphum euphorbiae* and *Myzus persicae* [J]. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2010, 137(1):73 - 85.
- [9] 姜永根,程家安. 虫害诱导的植物挥发物:基本特性、生态学功能及释放机制[J]. *生态学报*, 2000, 20(6):1097 - 1106.
- [10] 李木明. 棉花种质对红铃虫和朱砂叶螨的抗性机制研究[D]. 武汉:华中农业大学, 2008.
- [11] Cribb B W, Hanan J, Zalucki M P, et al. Effects of plant micro-environment on movement of *Helicoverpa armigera* (Hübner) larvae and the relationship to a hierarchy of stimuli [J]. *Arthropod-Plant Interactions*, 2010, 4:165 - 173.
- [12] Kerstlens G. *Plant cuticles*[M]. BIOS Scientific Publishers Limited, 1996:201 - 221.
- [13] Jules J P. *Horticultural reviews*[M]. Westport, Conn: AVI Pub, 1999.
- [14] Bergman D K, Dillwith J W, Zarrabi A A, et al. Epicuticular lipids of alfalfa leaves relative to its susceptibility to spotted alfalfa aphids(Homoptera: Aphididae)[J]. *Environmental Entomology*, 1991, 20(3):781 - 785.
- [15] Eigenbrode S D, White C, Rohde M, et al. Behavior and effectiveness of adult *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) as a predator of *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae) on a wax mutant of *Pisum sativum* [J]. *Environmental Entomology*, 1998, 27(4):902 - 909.
- [16] Eigenbrode S D, Eigenbrode K E. Effects of plant epicuticular lipids on insect herbivores[J]. *Annual Review Entomology*, 1995, 40:171 - 194.
- [17] 傅建炜,徐敦明,吴玮,等. 不同蔬菜害虫对色彩的趋性差异 [J]. *昆虫知识*, 2005, 42(5):532 - 533.
- [18] 许益鏊,曾玲,陆永跃,等. 桔小实蝇对不同水果产卵的选择性

- [J]. 华中农业大学学报, 2005, 24(1): 25-26.
- [19] 曹凤勤, 刘万学, 万方浩, 等. 寄主挥发物、叶色在 B 型烟粉虱寄主选择中的作用[J]. 昆虫知识, 2008, 45(3): 431-436.
- [20] 庞保平, 鲍祖胜, 周晓榕, 等. 寄主挥发物、叶色和表皮毛在美洲斑潜蝇寄主选择中的作用[J]. 生态学报, 2004, 24(3): 547-551.
- [21] 王美芳, 陈巨莲, 程登发, 等. 小麦叶片表面蜡质及其与品种抗蚜性的关系[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(3): 341-346.
- [22] 尚宏芹, 刘建萍, 戴洪义, 等. 辣椒体表茸毛与抗蚜虫关系的研究[J]. 莱阳农学院学报, 2004, 21(4): 293-295.
- [23] 戴小枫, 郭予元. 棉铃虫暴发的特点、成因及治理对策[J]. 灾害学, 1994, 9(1): 22-30.
- [24] 胡晓敏, 张志飞, 饶力群, 等. 植物角质层蜡质合成与调控的分子生物学研究进展[J]. 武汉植物学研究, 2007, 25(4): 377-380.
- [25] Pegadaraju V, Louis J, Singh V, et al. Phloem-based resistance to green peach aphid is controlled by *Arabidopsis* phytoalexin deficient4 without its signaling partner enhanced disease susceptibility1[J]. Plant Journal, 2007, 52(2): 332-341.
- [26] Campos Z R, Boica A L, Lourencao A L, et al. Cotton crop effects on *Bemisia tabaci* (Germ.) biotype B (Hemiptera: Aleyrodidae) oviposition[J]. Neotropical Entomology, 2005, 34(5): 823-827.
- [27] 樊慧, 金幼菊, 李继泉, 等. 引诱植食性昆虫的植物挥发性信息化合物的研究进展[J]. 北京林业大学学报, 2004, 26(3): 76-81.
- [28] 杜永均, 严福顺. 植物挥发性次生物质在植食性昆虫、寄主植物和昆虫天敌关系中的作用机理[J]. 昆虫学报, 1994, 37(2): 233-249.
- [29] Bartlett E, Bliht M, Hick A J, et al. The responses of the cabbage seed weevil (*Ceutorhynchus assimilis*) to the odor of oilseed rape (*Brassica napus*) and to some volatiles isothiocyanates[J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 1993, 68(3): 295-302.
- [30] 杜家纬. 植物-昆虫间的化学通讯及其行为控制[J]. 植物生理学报, 2001, 27(3): 193-200.
- [31] Schoohovenl M, Jerm Y T, Vanloon J A. Insect plant biology [M]. Kambridge, Cambridge University Press, 1988.
- [32] Hori M. Onion aphid (*Neotoxoptera formosana*) attractants, in the headspace of *Allium fistulosum* and *A. tuberosum* leaves [J]. Journal of Applied Entomology, 2007, 131(1): 8-12.
- [33] Mahroof R M, Phillips T W. Orientation of the cigarette beetle, *Lasioderma serricorne* (F) (Coleoptera: Anobiidae) to plant-derived volatiles[J]. Journal of Insect Behavior, 2007, 20(1): 99-115.
- [34] Olsson P C, Anderbran T O, Loefsted T C. Attraction and oviposition of *Ephestia kuehniella* induced by volatiles identified from chocolate products [J]. Entomologia Experimentalis et Applicata, 2006, 119(2): 137-144.
- [35] 杜家纬. 昆虫信息素及其应用[M]. 北京: 中国林业出版社, 1988.
- [36] Fan J T, Sun J H. Influences of host volatiles on feeding behavior of the Japanese pine sawyer, *Monochamus alternatus* [J]. Journal of Applied Entomology, 2006, 130(4): 238-244.
- [37] 丁红建, 吴才宏, 郭予元. 棉铃虫成虫对寄主植物挥发性他感信息物的嗅觉行为研究[M]//何礼远. 植物病虫害生物学研究进展. 北京: 中国农业出版社, 1995: 163-166.
- [38] Liu M L, Yu H J, Li G Q. Oviposition deterrents from eggs of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae): Chemical identification and analysis by electroantennogram[J]. Journal of Insect Physiology, 2008, 54(4): 656-662.
- [39] Morris B D, Charlet L D, Foster S P. Isolation of three diterpenoid acids from sunflowers, as oviposition stimulants for the banded sunflower moth, *Cochylis hospes* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2009, 35(1): 50-57.
- [40] 钦俊德. 论植食性昆虫是怎样选择食料植物的[J]. 生物学通报, 2003, 38(6): 1-3.
- [41] Ponnusamy L, Xu N, Boroczky K, et al. Oviposition responses of the mosquitoes *Aedes aegypti* and *Aedes albopictus* to experimental plant infusions in laboratory bioassays[J]. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36(7): 709-719.
- [42] Musetti L, Neal J J. Toxicological effects of *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* and behavioral response of *Macrosiphum euphorbiae* [J]. Journal of Chemical Ecology, 1997, 23(5): 1321-1332.
- [43] Elie A D, Manuele T, Arnold V H, et al. Effects of volatiles from *Maruca vitrata* larvae and caterpillar-infested flowers of their host plant *Vigna unguiculata* on the foraging behavior of the parasitoid *Apanteles taragamae* [J]. Journal of Chemical Ecology, 2010, 36: 1083-1091.
- [44] Inbar M, Gerling D. Plant-mediated interactions between whiteflies, herbivores and natural enemies[J]. Annual Review of Entomology, 2008, 53: 431-448.
- [45] 曾鑫年, 吴美良, 罗诗. 植物挥发性成分对柑橘潜叶蛾产卵行为的影响[J]. 植物保护学报, 2003, 30(2): 198-202.
- [46] 何水林, 郑金贵, 王晓峰, 等. 植物次生代谢: 功能、调控及其基因工程[J]. 应用与环境生物学报, 2002, 8(5): 558-563.
- [47] Schuler M A. P450s in plant-insect interactions[J]. Biochimica et Biophysica Acta, 2011, 1814(1): 36-45.
- [48] Yang C Q, Lu S, Mao Y B, et al. Characterization of two NADPH: Cytochrome P450 reductases from cotton (*Gossypium hirsutum*) [J]. Phytochemistry, 2010, 71(1): 27-35.
- [49] Less H, Angelovici R, Tzin V, et al. Principal transcriptional regulation and genome-wide system interactions of the Asp-family and aromatic amino acid networks of amino acid metabolism in plants[J]. Amino Acids, 2010, 39: 1023-1028.
- [50] Lu Y B, Liu S S, Liu Y Q, et al. Contrary effects of jasmonate treatment of two closely related plant species on attraction of and oviposition by a specialist herbivore[J]. Ecology Letters 2004, 7: 337-345.
- [51] Zhang P J, Shu J P, Fu C X, et al. Trade-offs between constitutive and induced resistance in wild crucifers shown by a natural, but not an artificial elicitor[J]. Oecologia, 2008, 157, 83-92.